2nd INTERNATIONAL SEMINAR ON APTERYGOTA
R. Dallai editor

ANALYSE PHYLOGENETIQUE DU GENRE *DEUTONURA*

L. DEHARVENG

Laboratoire d'Ecologie des Invertébrés terrestres, UA CNRS 333,
Université P. Sabatier, 118 route de Narbonne, 31062 Toulouse Cedex
France.

Avec 50 espèces et sous-espèces décrites à ce jour, le genre *Deutonura* est le plus important de la sous-famille des Neanurinae. Il présente une distribution paléarctique caractéristique avec deux grands pôles de diversification, l'un en Europe moyenne et occidentale, l'autre dans la région coréo-japonaise.

Les caractères taxonomiques utilisés pour différencier les espèces portent sur des structures tégumentaires (chétotaxie et tubercules) dont il est généralement facile de préciser les états plésiomorphe et apomorphe, dans le cadre plus global des tendances évolutives au sein des Neanurinae telles que nous les avons récemment analysées (Deharveng 1983). Cette situation, à laquelle s'ajoute la bonne connaissance taxonomique du genre suite aux travaux de Cassagnau (1979), Deharveng (1982) et Dallai (1983), permet d'aborder dans les meilleures conditions l'étude phylogénétique des *Deutonura*.

Matériel et méthodes.

Nous avons pris en compte dans ce travail 32 espèces et sous-espèces pour lesquelles nous disposions de l'éventail complet des caractères morphologiques utilisés pour la taxonomie des *Deutonura* (tableau 1). A partir d'une même matrice (tableau 2), nous avons réalisé un cladogramme (fig. 1), inspiré de la méthode de la Systématique Idéale de Gisin développée par Da Gama (voir notamment Da Gama 1969).

La "Systématique Idéale" de Gisin opère une distinction entre caractères adaptatifs et non adaptatifs; ces derniers, qui échapperaient en quelque sorte aux pressions sélectives, seraient ainsi moins sujets aux évolutions parallèles ou convergentes. Gisin puis Da Gama les utilisent, à l'exclusion des caractères adaptatifs, pour révèler l'évolution "généalogique" ou "cladique". Cette démarche théorique se heurte à de graves objections que soulèvent les travaux récents sur la spéciation et l'évolution.

Trois remarques peuvent être formulées à cet égard. On constate tout d'abord que convergences et parallélismes au cours de l'évolution sont - en ce qui concerne les Neanurinae - aussi fréquents pour les caractères "non adaptatifs" (chétotaxie) que pour les caractères "adaptatifs" (appareil buccal par exemple). On connait ensuite la difficulté pratique à déterminer la nature adaptative ou non adaptative d'un caractère, problème que rend encore plus complexe l'existence de gènes pléiotropes. On peut enfin se demander dans quelle mesure et jusqu'à quel point un caractère peut échapper aux pressions sélectives au cours de l'évolution.

En conséquence, nous avons choisi d'utiliser indistinctement tous les caractères à notre disposition, qu'ils soient ou non "adaptatifs".

La fréquence des parallélismes et convergences évolutifs constitue par ailleurs un des problèmes les plus délicats dans l'étude phylogénétique des Neanurinae. Elle peut être traduite dans la représentation de Gisin par des réseaux généalogiques parfois complexes dus à l'égale vraisemblance de plu-

sieurs origines possibles pour une même espèce. La transformation d'un réseau de ce type en arbre généalogique est réalisée en sélectionnant une origine unique pour chaque espèce. Il est nécessaire pour cela de faire appel à des critères extérieurs à la matrice des caractères: critères biogéographiques, pondération a posteriori des caractères mis en jeu, liaison espèce-espèce prioritaire sur liaison espèce-noeud... Nos données ont rendu nécessaire la prise en compte de divergences multiples à partir d'un même noeud ou d'une même unité taxonomique, situation d'ailleurs conforme au processus classique de spéciation. L'hypothèse phylogénétique retenue s'appuie enfin sur le principe de parcimonie (minimum de pas évolutifs rendant compte de la distribution des caractères); une meilleure hypothèse a pu cependant échapper à notre analyse du fait de la structure complexe du genre.

Discussion.

1. Les origines multiples

D. albella: nous l'avons rattachée au rameau *"plena-czarnohorensis"*, car les trois espèces sont propres aux Carpathes, plutôt qu'au rameau *"betica-phlegraea"* de la région méditerranéenne.

D.d.meridionalis: cette espèce est, comme *D. luberonensis,* limitée au sud de la France et à la zone pyrénéenne. Nous l'avons donc reliée au rameau *"luberonensis"* plutôt qu'au rameau *"stachi",* cette dernière forme étant une endémique des Carpathes.

D. caerulescens: les deux origines indiquées présentent une égale vraisemblance biogéographique (espèces de France méridionale).

D.d.sylvatica: il existe des formes intermédiaires d'une part avec *D. gisini* au sud-est du Massif Central, d'autre part avec *D.d.deficiens* au sud-ouest du Massif Central. La sous-espèce *sylvatica*, dont nous avons par ailleurs souligné le polytypisme géographique (Deharveng 1984) pourrait être paraphylétique et devrait être démembrée dans cette hypothèse.

2. Structure phylétique et biogéographique du genre *Deutonura*

Trois groupes d'espèces se dégagent de l'analyse proposée:

. Un groupe coréo-japonais de 4 espèces peu évoluées, auxquelles viendront probablement se joindre les autres *Deutonura* décrits de la région, pour lesquelles nous manquions de données morphologiques.

. L'espèce autrichienne *D. dextra*, très isolée puisque située à 18 pas évolutifs de l'espèce la plus proche.

. Un groupe homogène d'espèces européennes souvent étroitement affines (27 espèces) au sein duquel peuvent être reconnus quatre ensembles d'importance inégale:

- l'espèce *stachi* des Carpathes, à affinités obscures,
- les espèces ibériques primitives *(selgae, atlantica)* et les formes ibériques isolées qui leur sont directement rattachées *(coiffaiti, quinquesetosa),*
- les espèces carpathiques *albella-plena-czarnohorensis* bien caractérisées par l'absence de la soie céphalique D13,
- enfin, les nombreuses formes dérivées de *gisini-d. meridionalis* et *luberonensis,* toutes limitées à la partie occidentale de l'Europe, à l'exception de l'espèce autrichienne *carinthiaca.* Cet ensemble complexe est en pleine évolution, comme en témoignent l'intensité du polytypisme chez les espèces étudiées sous cet angle, et l'existence entre les races de *D. deficiens* de formes intermédiaires traduisant un isolement reproductif incomplet (Deharveng 1984).

TABLEAU 1 - Liste des caractères. 0: état plésiomorphe,
1: état apomorphe.

A. Chétotaxie céphalique

a- Ant.I avec 7 soies (0) ou 8-9 soies (1)
b- Soie O présente (0) ou absente (1)
c- Soie C présente (0) ou absente (1)
d- Soie Oca présente (0) ou absente (1)
e- Soies Di2 et De2 présentes (0) ou absentes (1)
f- Soie Dl2 présente (0) ou absente (1)
g- Soie Dl3 présente (0) ou absente (1)
h- Soie Dl6 présente (0) ou absente (1)

B. Chétotaxie des tergites

i- Tubercule Di de th.I avec 1 soie (0) ou 2 soies (1)
j- Soies De3 présente (0) ou absente (1) sur th.II
k- Soie De2 présente (0) ou absente (1) sur th.II
l- Soie surnuméraire De4 absente (0) ou présente (1) sur th.II
m- Soies De2 et De3 présentes (0) ou absentes (1) sur th.III
n- Soie surnuméraire De4 absente (0) ou présente (1) sur th.III
o- Soie De3 présente (0) ou absente (1) sur abd.I à III
p- Soie Di3 présente (0) ou absente (1) sur abd.V
q- Soie surnuméraire Di4 absente (0) ou présente (1) sur abd.V

C. Tubercules céphaliques

r- Tubercule élémentaire DF absent (0) ou présent (1)
s- Tubercule élémentaire BE absent (0) ou présent (1)
t- Tubercule élémentaire DE absent (0) ou présent (1)
u- Tubercule élémentaire EE absent (0) ou présent (1)
v- Plage granuleuse entre A et B absente (0) ou présente (1)
w- Plage granuleuse entre C et F présente (0) ou absente (1)
x- Tubercules Af et Oc séparés (0) ou fusionnés (1)
y- Pointe antéro-interne du tubercule Dl absente (0) ou présente (1) en avant de De2

D. Tubercules des tergites

z- Tubercules Di absents (0) ou présents (1) sur th.I
aa- Tubercules Di et De séparés (0) ou fusionnés (1) sur th.I
ab- Tubercule élémentaire S-De2 présent (0) ou absent (1) sur th.II et th.III
ac- Tubercule élémentaire De2-De3 absent (0) ou présent (1) sur th.II et th.III
ad- Tubercule élémentaire De2-De3 absent (0) ou présent (1) sur abd.I à abd.III
ae- Tubercules Di séparés (0) ou soudés (1) sur abd.IV

E. Autres caractères

af- 2+2 (0) ou 0 (1) cornéules
ag- Pigment bleu présent (0) ou absent (1) sur le corps
ah- Labre à sclérifications ventro-distales en arceaux (0) ou ogivale (1).

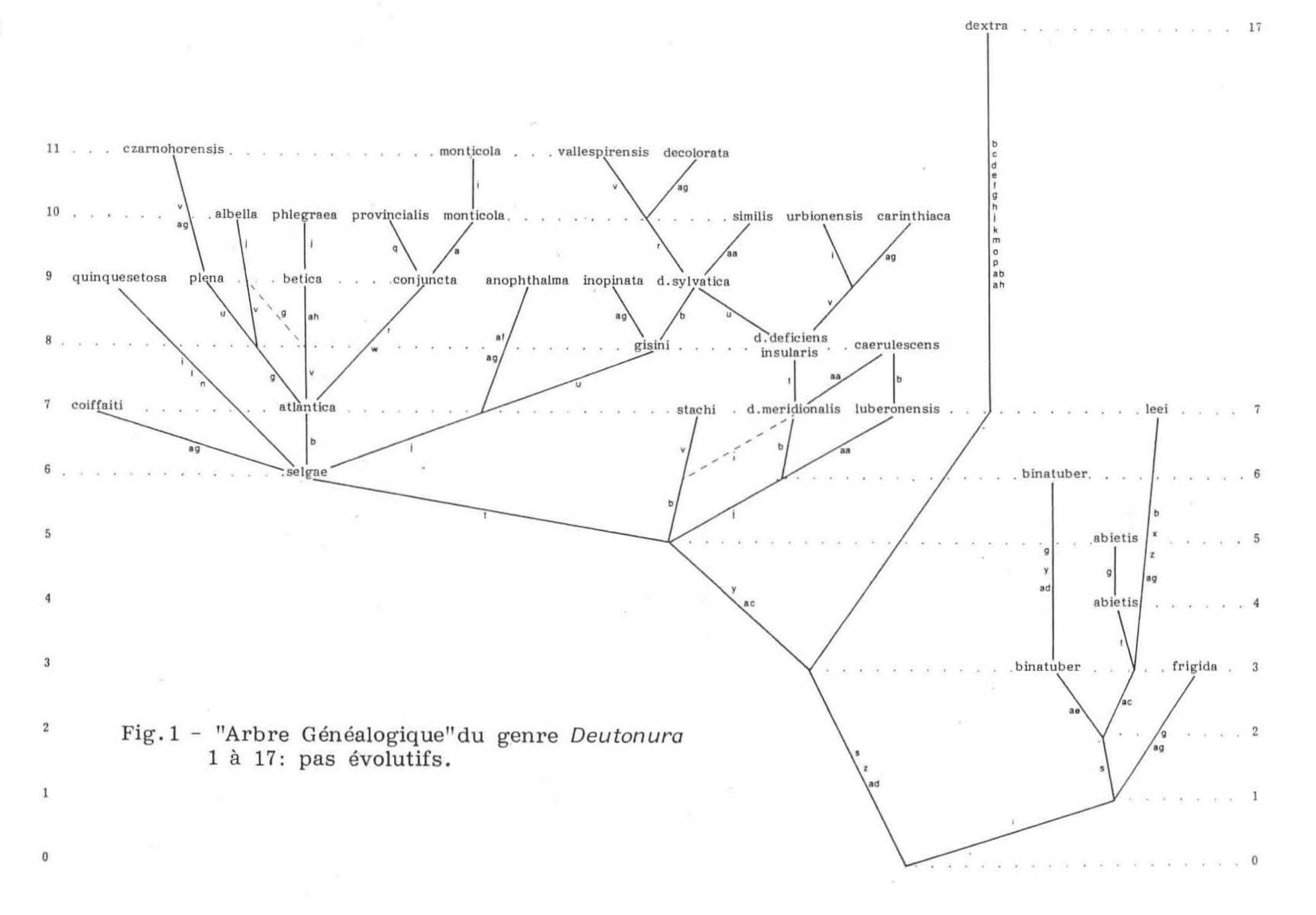


Fig. 1 - "Arbre Généalogique" du genre *Deutonura*
1 à 17: pas évolutifs.

	a	b	c	d	e	f	g	h	i	j	k	l	m	n	o	p	q	r	s	t	u	v	w	x	y	z	aa	ab	ac	ad	ae	af	ag	ah	Nombre de pas évolutifs
abietis	0	0	0	0	0	0	0-1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	4-5
albella	0	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	0	0	10
anophthalma	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	1	1	0	0	1	1	0	1	1	0	9
atlantica	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	0	0	7
betica	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	0	1	9
binatuber	0	0	0	0	0	0	0-1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0-1	0	0	0	0	0-1	1	0	0	0	3-6
caerulescens	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1	1	0	1	1	0	0	0	0	8
carinthiaca	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	1	0	10
coiffaiti	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	1	0	7
conjuncta	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	1	0	1	1	0	0	1	1	0	0	0	0	9
czarnohorensis	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	1	0	11
decolorata	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	1	0	11
deficiens																																			
ssp. *meridionalis*	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	0	0	7
ssp. *deficiens*	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	0	0	8
ssp. *sylvatica*	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	0	0	9
dextra	0	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	0	1	0	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0	1	17
frigida	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	3
gisini	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	0	0	8
inopinata	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	1	0	9
insularis	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	0	0	8
leei	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	1	0	0	1	0	0	0	1	0	7
luberonensis	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1	1	0	1	1	0	0	0	0	7
monticola	1	1	0	0	0	0	0	0	0-1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	1	0	1	1	0	0	1	1	0	0	0	0	10-11
phlegraea	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	0	1	10
plena	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	0	0	9
provincialis	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0	0	1	0	1	1	0	0	1	1	0	0	0	0	10
5-setosa	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	0	0	9
selgae	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	0	0	6
similis	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	1	1	1	0	1	1	0	0	0	0	10
stachi	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	0	0	7
urbionensis	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	0	0	10
vallespirensis	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	0	0	11

TABLEAU 2 - Matrice des caractères.

BIBLIOGRAPHIE

Cassagnau P (1979) Les Collemboles Neanuridae des pays dinaro-balkaniques: leur intérêt phylogénétique et biogéographique. Biologia Gallo-Hellenica 8 :185-203.

Dallai R (1983) Interesse biogeografico dei Neanuridi (Collembola) della Sardegna e delle isole dell'Arcipelago Toscano. Lavori della Società italiana di Biogeografia 8 :417-465.

Deharveng L (1982) Contribution à l'étude des *Deutonura* du groupe *phlegraea*. Trav. Labo. Ecobiol. Arthropodes édaphiques, Toulouse 3 (2) :1-20.

Deharveng L (1983) Morphologie évolutive des Collemboles Neanurinae, en particulier de la lignée neanurienne. Trav. Labo. Ecobiol. Arthropodes édaphiques, Toulouse 4 (2) :1-63.

Deharveng L (1984) Polymorphisme et polytypisme morphologique chez quelques Neanurinae européens. Rev. Ecol. Biol. Sol 21 (4) :533-562.

Gama M.M. da (1969) Notes taxonomiques et lignées généalogiques de quarante deux espèces et sous-espèces du genre *Xenylla*. Mem. e Est. Museu Zool. Univers. Coimbra 308 :1-61.